

DER BAU DER SUBGENUALEN ORGANE DES MITTELBEINES
VON LOCUSTA MIGRATORIA UND IHRE REAKTION AUF
SUBSTRATVIBRATIONEN

EVA-MARIA SCHEU

1972

**DER BAU DER SUBGENUALEN ORGANE DES MITTELBEINES
VON LOCUSTA MIGRATORIA UND IHRE REAKTION AUF
SUBSTRATVIBRATIONEN**

DISSERTATION
der Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Ludwig-Maximilians-Universität
München

vorgelegt von

EVA-MARIA SCHEU
aus Veitsbronn

Tag des Einreichens: 18. Mai 1972



1. Berichterstatter: Prof. Dr. Dr. h.c. H. Autrum

2. Berichterstatter: Priv. Doz. Dr. F. Barth

Tag der mündlichen Prüfung: 14. Juli 1972

Herrn Prof. Dr. Dr. h.c. H. Autrum danke ich herzlich
für die Überlassung des Themas, die Bereitstellung
eines Arbeitsplatzes im Zoologischen Institut der Uni-
versität München, sowie Anleitung und Unterstützung
bei der Durchführung der Arbeit.

Der Bau der subgenualen Organe des Mittelbeines von
Locusta migratoria und ihre Reaktion auf Substrat-
vibrationen.

Inhalt

Einleitung	2
Material und Methoden	3
Ergebnisse	
I a) Histologie der Campaniformen Sensillen	7
b) Histologie der Inneren Subgenualen Organe	9
c) Innervierung	16
II a) Physiologie der Campaniformen Sensillen	17
b) Physiologie der Inneren Subgenualen Organe	26
Zusammenfassung	36
Literaturverzeichnis	37

Einleitung

Schnorbus (1971) zeigte, daß Substratvibrationen bei Schaben eine Antwort sowohl der Inneren Subgenualen Organe als auch der im Subgenualbereich gelegenen Campaniformen Sensillen auslösen.

Elektrophysiologische Untersuchungen über Reaktionen auf Substratvibrationen liegen sonst nur entweder über Innere Subgenuale Organe oder über Campaniforme Sensillen vor. Die Ergebnisse der Untersuchungen von Markl (1970) an Campaniformen Sensillen am Trochanter-Femur-Gelenk bei Blattschneiderameisen sind allerdings auffallend verschieden von denen anderer Autoren an anderen Tieren. Während nach Markl die Campaniformen Sensillen auf Vibrationen bis mindestens 4000 Hz antworten, geben andere Autoren (Schnorbus 1971, Howse 1964) als oberste Grenze 100 bis 200 Hz an.

Die vorliegende Arbeit soll dazu beitragen, a) die Arbeitsweise der verschiedenen Organe im Subgenualbereich, b) den Anteil dieser Organe an der Gesamt-Antwort auf Substratvibrationen zu klären.

Zum Verständnis von elektrophysiologischen Ergebnissen ist eine Kenntnis zumindest des lichtmikroskopischen Baues der Organe nötig. Deshalb wurde in der vorliegenden Arbeit eine lichtmikroskopische Untersuchung vorangestellt, die den Bau der Inneren Subgenualen Organe und der Campaniformen Sensillen soweit klären sollte, als es für die Versuche nötig war.

Material und Methoden

Material

Lediglich, um Apparatur und Ableitmethoden zu testen, wurden adulte Weibchen von *Acheta domesticus* und von *Gryllus campestris* verwendet. Für alle Versuche und für die histologischen Präparate waren Mittelbeine adulter Männchen und Weibchen von *Locusta migratoria* die Versuchsobjekte.

Zwischen Männchen und Weibchen war in den Reaktionen kein Unterschied festzustellen.

Methoden

A Histologie

Die Mittelbeine von *Locusta migratoria* wurden bis auf die distale Hälfte des Femur und die proximale Hälfte der Tibia zurückgeschnitten.

Nach Fixierung in Bouin'scher Lösung oder nach Carnoy wurden sie in Paraplast eingebettet, mit einer Schnittdicke von 8-10 μ geschnitten und nach Mallory, Rowell oder Blest gefärbt. Es wurden Serien mit verschiedenen Schnittrichtungen angefertigt.

Um ein Splittern der Cuticula beim Schneiden nach Möglichkeit zu vermeiden, wurden nur Beine frisch gehäuteter Imagines verwendet. Trotzdem mußten etwa 100 Tibien geschnitten werden, um ein klares Bild zu bekommen.

B Physiologie

Im Prinzip wurde der Versuchsaufbau von Schnorbus (1971) übernommen.

Das isolierte Mittelbein war auf einem kleinen Plexiglasblock befestigt, der fest auf eine runde Aluminiumplatte von ca. 1400 g (Durchmesser 12 cm, Dicke 3 cm) geklebt wurde. Diese hing an Gummibändern an einem Dreifuß, der auf einer Panzerplatte fest montiert war. Um die Apparatur weiter vor Erschütterungen zu sichern,

wurde die Panzerplatte auf Luftkissen gelegt und die gesamte Apparatur an Expandergummi im schalltoten Raum aufgehängt.

An der runden Aluminiumplatte wurde als Reizgeber ein Geophon (Sennheiser GD 21) befestigt, über das ein Sinusgenerator (Wandel und Goltermann) die Platte in sinusförmige Schwingungen versetzte. Im verwendeten Meßbereich verzerrte das Geophon die zugeführten Sinusschwingungen nicht (Messung der Herstellerfirma).

Die gesamte Anordnung wurde von der Physikalisch-Technischen Bundesanstalt Braunschweig geeicht. Die in dieser Arbeit angegebenen Werte sind, wenn nicht ausdrücklich anders bezeichnet, auf Grund dieser Eichung korrigierte Meßwerte.

Die Nervenimpulse wurden vom Bein mit elektrolytisch zugespitzten Wolfram-Elektroden abgeleitet. Die Impulse wurden über einen Vorverstärker auf dem Oszillographenschirm sichtbar gemacht und mittels einer Kamera gefilmt, sowie über einen Kopfhörer akustisch kontrolliert (Abb.1).

Zu den Messungen wurden zwei verschiedene Elektrodenanordnungen verwendet (Abb.2). Bei Anwendung der Anordnung B waren die auf dem Oszillographenschirm sichtbaren Impulse doppelt so groß wie bei Anordnung A und deshalb vor allem für Filmauswertungen günstiger. Abb.3 zeigt, daß die beiden Anordnungen durchaus vergleichbare Werte liefern. Deshalb wurde bei allen Versuchen, bei denen Femur und Tibia keine Relativbewegungen zueinander machten, Anordnung B verwandt.

Bei Anordnung C war das Femur auf einem getrennten Stativ fest montiert, und nur die Tibiaspitze wurde mit Wachskolophonium auf dem Schwingtisch befestigt.

Bei allen Versuchen waren sowohl das Femur auf dem Plexiglasblock, als auch die Tibia auf dem Schwingtisch mit Wachskolophonium festgelegt. So wurden Relativbewegungen zwischen Bein und Elektroden einerseits und Bein und Schwingtisch andererseits vermieden.

Die Messungen wurden bei Temperaturen zwischen 20 und 25°C ausgeführt.

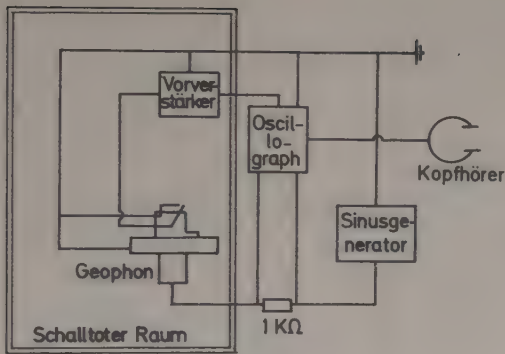


Abb.1 Skizze des Versuchsaufbaues zur Untersuchung erschütterungsempfindlicher Organe in den Tibien von *Locusta migratoria*.

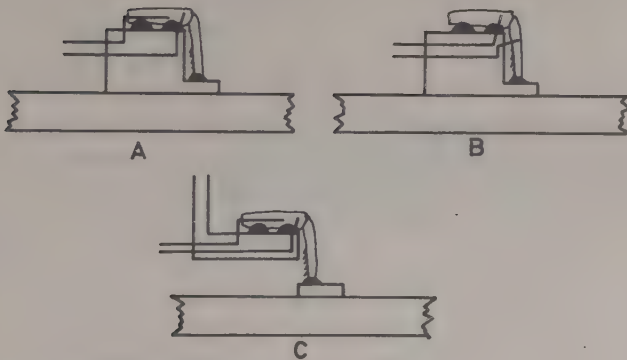


Abb.2 Versuchsanordnungen.
(Schwarz: Wachskolophonium) Erklärungen siehe Text.

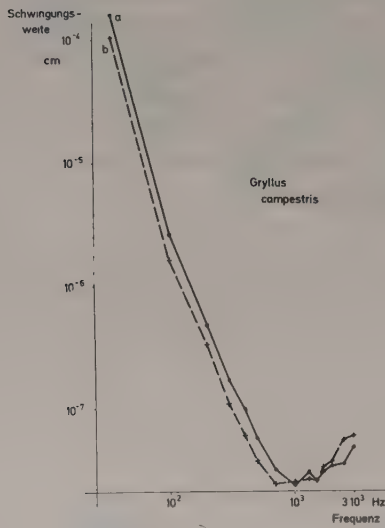


Abb.3 Schwellenschwingsweite der subgenualen Organe des Mittelbeines von *Gryllus campestris*.
a: Filmauswertung der Versuchsanordnung A
b: Filmauswertung der Anordnung B
Einzelmessungen an demselben Organ.

Die isolierten Beine waren mindestens eine bis zwei Stunden lang ohne erkennbare Schädigung reaktionsfähig.

Ergebnisse

I a) Histologie der Campaniformen Sensillen

Campaniforme Sensillen sind im Subgenualbereich aller drei Beinpaare von *Locusta migratoria* zu finden. Sie bilden vier Gruppen: zwei laterale, eine zentrale und eine distale Gruppe. Die Hinterbeine machen eine Ausnahme: hier gibt es nur eine Gruppe (Abb.4).

Da sich die physiologischen Versuche auf die Mittelbeine beschränken, beziehen sich auch die folgenden histologischen Beschreibungen auf die Organe der Mittelbeine.

Um die Lage der einzelnen Organe auf den Beinen eindeutig kennzeichnen zu können, orientiere ich mich an der natürlichen Haltung des Tieres. Dabei bildet das Mittelbein mit der Körperlängsachse annähernd einen rechten Winkel, so daß die Tibia eine dem Kopf zugewandte Vorderseite, eine dem Hinterende zugewandte Hinterseite, eine Innen- und eine Außenseite hat.

Die distale Gruppe der Campaniformen Sensillen auf den Mitteltibien weist immer zwei Sensillen auf, die lateralen Gruppen immer je fünf, von denen eines größer ist und etwas von den anderen vier entfernt liegt. Die Zahl der Campaniformen Sensillen in der zentralen Gruppe schwankt zwischen 8 und 11. Die einzelnen Sensillen sind kreisrund bis schwach elliptisch und ihr Durchmesser schwankt zwischen 8 und 20 μ (Abb.5). In der Mitte der Sensillen erscheint im Durchlicht ein heller Punkt, der Ansatz des distalen Sinneszellfortsatzes.

Im Längsschnitt zeigen die Campaniformen Sensillen das übliche Bild: der distale Fortsatz einer einzigen bipolaren Sinneszelle inseriert in der Mitte der Sensillenkuppel, die von sehr dünnem Chitin gebildet wird (Abb.6).

Abb.4 Lage der Campaniformen Sensillen auf den Tibien von *Locusta migratoria*. Ansicht bei gestrecktem Gelenk von der Außenseite. Die Pfeile weisen auf die Sensillen-Gruppen, die Punkte stellen die Campaniformen Sensillen dar.

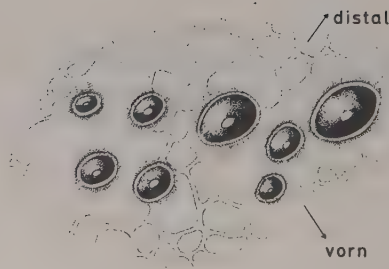
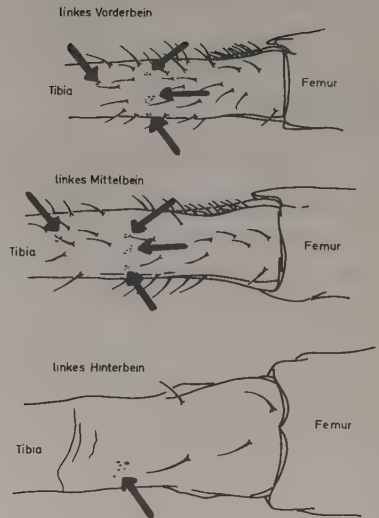


Abb.5 Aufsicht auf die zentrale Gruppe der Campaniformen Sensillen des linken Mittelbeines von *Locusta migratoria*.

Die ganze Gruppe der Campaniformen Sensillen liegt in einem Bereich, in dem die Cuticulakwesentlich dünner ist als am sonstigen Bein. Die Sinneszelle liegt fast genau unterhalb der Cuticulakuppel. Die Chitinkuppel zeigt eine Struktur von zwei inneren Ringwällen. Im Durchlicht erscheinen sie als konzentrische, dunkle Ringe. Ein oberflächenparalleler Schnitt durch die Cuticula zeigt die beiden Ringwälle, ferner den zentral gelegenen distalen Sinneszellfortsatz mit seiner Hüllzelle (Abb.7).

Im Lichtmikroskop kann man feststellen, daß sowohl der distale Sinneszellfortsatz wie auch die Sinneszelle selbst von Hüllzellen umgeben sind. Direkt unterhalb der Kuppel läßt sich ein heller Raum erkennen, der in älteren lichtmikroskopischen Arbeiten (Hsü 1938) als Vakuole, in den elektronenmikroskopischen Untersuchungen von Schmidt (1969) und Moran, Chapman und Ellis (1971) dagegen als extrazellulärer Raum bezeichnet wird.

Gnatzy und Schmidt (1971) zeigten in elektronenmikroskopischen Aufnahmen, daß die Sinneszellen der Campaniformen Sensillen auf den Cerci von Grillen von mehreren Hüllzellen umgeben sind. Mit dem Lichtmikroskop allein läßt sich die genaue Hüllzellenanordnung der Campaniformen Sensillen von *Locusta migratoria* nicht feststellen.

I b) Histologie der Inneren Subgenualen Organe

Der Innenraum der Tibia wird durch Bindegewebsbrücken zwischen Haupttrachee, Nebentracheen und Epidermis in einen inneren Muskel- und einen auf der Tibiaaußenseite gelegenen Blutkanal geschieden. Etwas distal von den Campaniformen Sensillen der zentralen und lateralen Gruppen liegen im Blutkanal zwei scolopophore Organe: das Subgenualorgan und das Distale Subgenualorgan (Abb.8). Die Bezeichnung "Distales Subgenualorgan" erscheint sinnvoller als die in der Literatur oft gebrauchte "Distalorgan", denn im distalen Teil der Tibia liegt noch ein scolopophores, allerdings schwächer ausgebildetes Organ, das ebenfalls oft als Distalorgan bezeichnet wird.

Abb.6 Schema eines Schnittes durch ein Campaniformes Sensillum auf den Tibien von *Locusta migratoria*.

1.RW 1.Innerer Ringwall

2.RW 2.Innerer Ringwall

K Kuppel, eR extrazellulärer

Raum, dSZF distaler Sinnes-

zellfortsatz, pSZF proxima-

ler Sinneszellfortsatz,

HZ Hüllzelle, SZ Sinneszelle.

E Epidermis, Cut Cuticula.

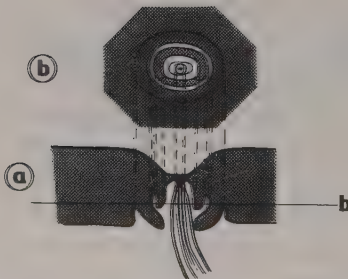
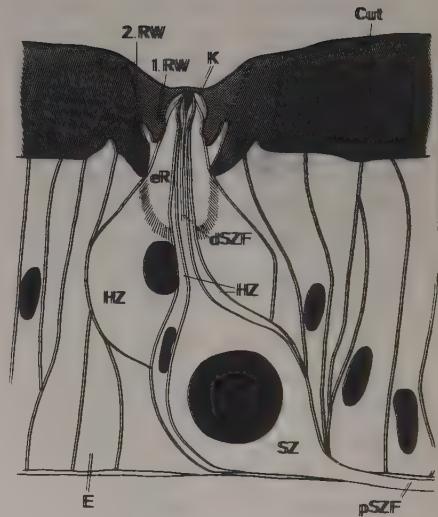


Abb.7 Campaniformes Sensillum der Tibien von *Locusta migratoria*.

a Schema eines Längsschnittes durch ein Sensillum

b oberflächenparalleler Schnitt durch das Sensillum.

Die Scolopidien beider Organe (Subgenualorgan und Distales Subgenualorgan) sind im Prinzip gleich gebaut. Sie bestehen aus je einer bipolaren Sinneszelle, deren Dendrit in einer zylinderförmigen Hüllzelle innerhalb des Stiftes (Scolops) fortläuft. Auf die Hüllzelle folgt distal eine Kappenzelle, die das Ende der Hüllzelle mit dem Stiftköpfchen umschließt, und schließlich die akzessorische Kappenzelle, die die Zellkette mit Bindegewebe oder der Epidermis verbindet (Abb. 9, 10 und 12). In der Hüllzelle sind deutlich der Kern und der Stiftkörper zu erkennen, der nach distal zu an Dicke zuzunehmen scheint und in einem Köpfchen endet. Die Kappenzelle hat einen etwas größeren Durchmesser als die zylindrische Hüllzelle, die akzessorische Kappenzelle dagegen ist zu einem langen Schlauch ausgezogen, in dessen Mitte ein Strang von Tonofibrillen verläuft.

Das Subgenualorgan

Ein Schnitt durch das Subgenualorgan in seiner ganzen Länge zeigt, daß die lang ausgezogenen akzessorischen Kappenzellen (=Endfasern) in der Epidermis fest verankert sind (Abb. 9). Auf ihnen ruht ein Polster von akzessorischen Zellen, das von kreuz und quer laufenden Fibrillen durchzogen wird. Das Polster endet bei den Kappenzellen. Das ganze Organ wird umschlossen von einer oberen und einer unteren Hüllmembran, die beide von der Basalmembran der Epidermis ausgehen. Beide Hüllmembranen werden von feinen Fibrillen durchzogen. Die Richtung der Fibrillenzüge stimmt nicht mit der der akzessorischen Kappenzellen des Subgenualorgans überein. Die Überschneidungswinkel sind sehr verschieden.

Die akzessorischen Kappenzellen inserieren alle über- und nebeneinander in einem relativ kleinen Bereich der Epidermis an der hinteren Tibiawand. Von dort breiten sie sich fächerförmig in einer nahezu waagerechten Ebene nach vorn außen aus (Abb. 10). Erst im vordersten Viertel des Blutkanals schließen sich - immer noch in einer Ebene und eng aneinanderliegend - die Kappenzellen an. Sie liegen nicht mehr waagrecht, sondern bilden einen Winkel von 30 bis 40° mit

Abb.8 Schematisches Bild der Lage der einzelnen Organe in der Tibia des rechten Mittelbeines von *Locusta migratoria*.

Die äußere Hälfte der Tibiawand ist entfernt; die linke Seite der Abbildung entspricht der Beinhinterseite, die rechte der Tibiavorderseite.

HT Haupttrachee; NT Nebentrachee
S Sehne; N Nerv; Mu Muskel;
cS Campaniformes Sensillum;
SGO Subgenualorgan;
DO Distales Subgenualorgan;
E Epidermis; Cut Cuticula.

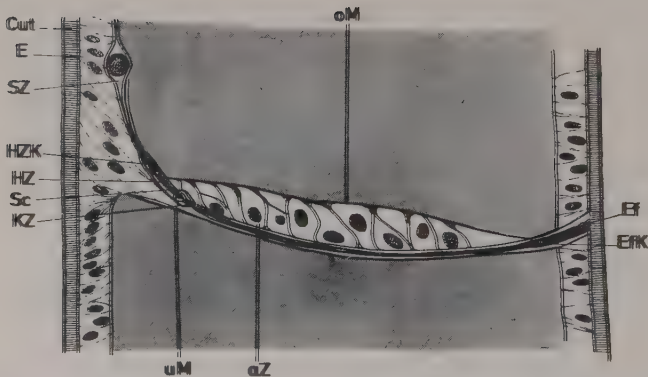
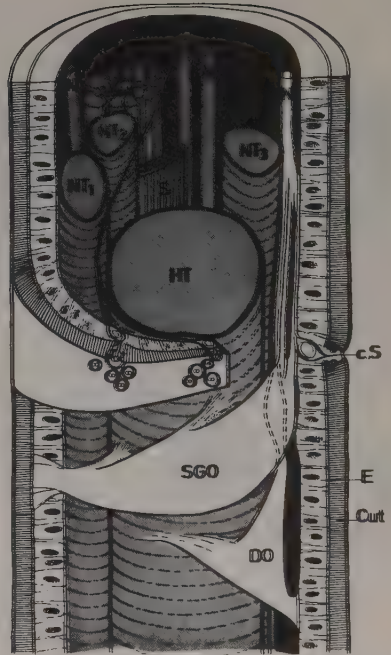


Abb.9 Leicht schematisierter Schnitt durch das Subgenualorgan der Mitteltibia. Die linke Seite der Abbildung entspricht der Tibiavorderseite. Schnittrichtung siehe Abb.11.
Cut Cuticula; E Epidermis; SZ Sinneszelle; HZK Kern der Hüllzelle; HZ Hüllzelle; Sc Scolops; KZ Kappenzelle; uM untere Hüllmembran; oM obere Hüllmembran; aZ akzessorische Polsterzelle; Ef Endfaser (akzess. Kappenzelle); EfK Kern der Endfaser.

Abb.10 Bau des Subgenualorganes in den Mitteltibien von *Locusta migratoria* (schematisiert).

Die linke Seite der Abbildung entspricht der Tibiahinterseite.

NDO Nerv des Distalen Subgenualorganes; NSGO Nerv des Subgenualorganes; HT Haupttrachee; NT Nebentrachee; SZ Sinneszelle; HZ Hüllzelle; Sc Scolops; KZ Kappenzelle; DO Distales Subgenualorgan; Cut Cuticula; E Epidermis; Ef Endfaser; EfK Kern der Endfaser.

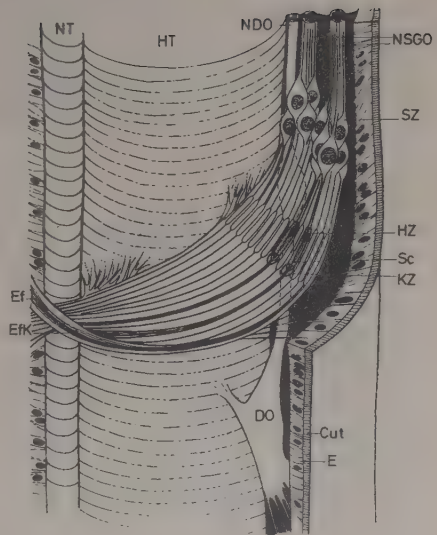


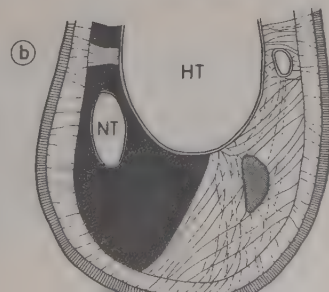
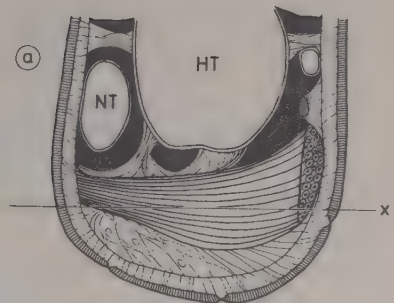
Abb.11 Querschnitte durch die Mitteltibia von *Locusta migratoria*

a in Höhe des Subgenualorgan
x = Schnittrichtung der Abb.9

b in Höhe des Distalen Subgenualorgans.

Die linke Seite der Abbildung entspricht der Tibiahinterseite. Die Tibiaaußen-seite liegt zum unteren Bildrand hin.

HT Haupttrachee; NT Nebentrachee.



den akzessorischen Kappenzellen, ebenso die folgenden Hüllzellen mit den Kappenzellen. Die distalen Sinneszellfortsätze ergänzen den Gesamtwinkel zu rund 90° , so daß sie nun senkrecht nach oben ziehen. Die 24-28 Sinneszellen bilden zwei nicht sehr scharf getrennte Gruppen, deren Axone sich kurz oberhalb des Organs zu einem Ast des Beinerven vereinigen.

Befestigung

Von der Insertionsstelle des Organs an der Epidermis zieht ein Faserstrang zur Haupttrachee (Abb.11a). Er gibt feine Fasern an das Subgenualorgan ab, die in einer oder in beiden Hüllmembranen weiterlaufen. Von der Epidermis geht etwa in der Medianen der Tibia ein weiterer Faserstrang aus, der ebenfalls in die Hüllmembranen zu laufen scheint. Der gesamte Außen- und Vorderrand des Organs ist durch feine Bindegewebsfasern an der Epidermis befestigt, der Innenrand nur teilweise an der Haupttrachee. Die distalen Sinneszellfortsätze, wie die Sinneszellen selber, sind durch Bindegewebe mit der Epidermis der vorderen Beinwand verbunden.

Das Distale Subgenualorgan

Das Distale Subgenualorgan geht von einem feinen Fibrillennetz aus, das waagrecht die vordere Hälfte des Blutkanals durchzieht. Die Fasern sind an der Haupttrachee, der vorderen Tibiawand und am Bindegewebe zwischen Haupttrachee und Nebentrachee einerseits und Nebentrachee und Epithel andererseits befestigt (Abb.11b). Auf diesem waagrecht gespannten Netz liegt ein Polster von 5 bis 8 akzessorischen Zellen. In diesem kleinen Polster sind die akzessorischen Kappenzellen des Distalen Subgenualorgans verankert, die in einem dünnen Strang fast senkrecht nach oben (proximal) ziehen. Sie ordnen sich zu zwei Gruppen, die eng aneinander liegen (Abb.12). Die Kappen- und Hüllzellen der beiden Gruppen liegen in verschiedener Höhe, die Sinneszellen dagegen sind schon fast wieder zu einer einzigen Gruppe zusammengeschlossen. Sie umfaßt etwa 12 bis 14 Zellen. Das ganze Organ ist von einer Hüllmembran umschlossen, die distal,

Abb.12 Bau des Distalen Subgenualorgans in der Mitteltibia von *Locusta migratoria*.

Die rechte Seite der Abbildung entspricht der Tibiavorderseite.

Cut Cuticula; E Epidermis;
N Nerv; SZ Sinneszelle;
HZ Hüllzelle; KZ Kappenzelle;
Ef Endfaser (akzessorische Kappenzelle); K Kern der Endfaser; ak.Z. Akzessorische Polsterzelle.

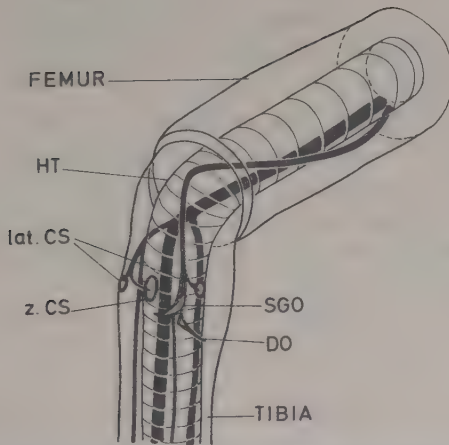
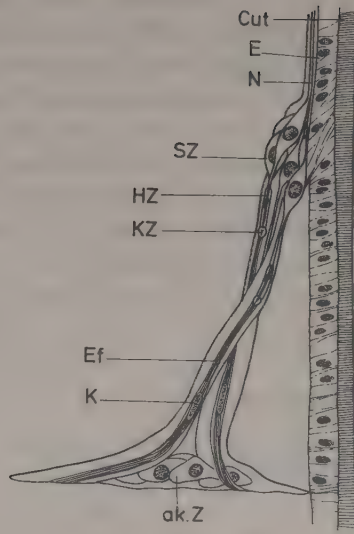


Abb.13 Innervierung der subgenualen Sinnesorgane in den Mitteltibien von *Locusta migratoria*. (Rechtes Mittelbein).

HT Haupttrachee; lat.CS Laterale Gruppen der Campaniformen Sensillen; z.CS zentrale Gruppe der Campaniformen Sensillen; SGO Subgenualorgan; DO Distales Subgenualorgan.

ebenso wie das Fasernetz, in die Basalmembran der Epidermis übergeht.

Zu dem von Schnorbus (1971) bei *Periplaneta americana* und von Schwabe (1906) bei *Decticus verrucivorus* nachgewiesenen Nebenorgan konnte bei *Locusta migratoria* kei Äquivalent gefunden werden. Manchmal war außerhalb der beiden beschriebenen Organe eine Zellanhäufung zu beobachten. Sie konnte aber immer darauf zurückgeführt werden, daß beim Schneiden eine der Hüllmembranen des Subgenualorganes riß und dadurch ein Teil der akzessorischen Polsterzellen neben das Organ geschoben wurde. Scolopidien waren außerhalb der beschriebenen Organe im subgenualen Bereich nicht zu finden.

I c) Innervierung

Der Beinnerv des Mittelbeines von *Locusta migratoria* teilt sich im mittleren Bereich des Femur in zwei Hauptäste (Abb.13). Der vordere Hauptast spaltet sich etwa in Höhe des Femur-Tibia-Gelenkes in einen an der Innenseite der Tibia im Muskelkanal hinabziehenden Ast und einen Außenast, der das Subgenualorgan, das Distale Subgenualorgan und die vordere laterale Gruppe der Campaniformen Sensillen versorgt und dann in der Tibia vorn außen weiter nach distal verläuft.

Der hintere Hauptast des Beinnerven gibt ebenfalls in Höhe des Femur-Tibia-Gelenkes einen Seitenzweig ab, der nach hinten außen zieht und die hintere und die zentrale Gruppe der Campaniformen Sensillen innerviert. Der hintere Hauptast selbst zieht an der Innenseite der Tibia, also im Muskelkanal, distalwärts.

II a) Physiologie der Campaniformen Sensillen

Campaniforme Sensillen antworten auf Verformungen der Cuticula, in die sie eingebettet sind (Pringle 1938). Deshalb erfolgt bei Versuchsanordnung A und B (Abb.2) keine Reaktion der Campaniformen Sensillen auf Substratvibrationen. Da bei Anordnung C das Femur außerhalb des Schwingtisches fest montiert ist, treten hier Relativbewegungen zwischen Femur und Tibia auf, die zu einer leichten Stauchung des Gelenks und damit zu Cuticulaverformungen führen. Es lassen sich also Antworten der Campaniformen Sensillen ableiten.

Daß die hier ausgewerteten Antworten tatsächlich von den Campaniformen Sensillen stammen, läßt sich leicht feststellen: bei vorsichtigem Ausstechen aller drei Gruppen der Campaniformen Sensillen verschwinden die Antworten völlig, bzw. zeigen keine Reaktion mehr auf Erschütterungen. Die Antworten der anderen Organe des Subgenualbereiches bleiben unverändert erhalten.

Durch Narkose mit Äther- oder Chloroformdämpfen lassen sich die Antworten ebenfalls für einige Zeit unterdrücken, allerdings verschwinden dann natürlich auch die Antworten der Inneren Subgenualen Organe.

Durch Ausstechen zeigte sich, daß die distale Gruppe der Campaniformen Sensillen unter den angewandten Versuchsbedingungen nicht reagierte. Sämtliche Antworten stammen von den drei proximal gelegenen Gruppen der Campaniformen Sensillen.

Bei einigen Versuchen zeigte die Ableitung nur Impulse der zentralen und der hinteren Gruppe der Campaniformen Sensillen. Es waren weder Spikes der vorderen Gruppe, noch solche der Inneren Subgenualen Organe festzustellen. Dies läßt sich durch die verschiedene Innervierung der Organe erklären. Die Elektroden waren dann so gelegen, daß nur Spannungsschwankungen vom hinteren Ast des Nerven abgeleitet wurden (z.B. Abb.15).

Die Impulse der Summenableitung der Campaniformen Sensillen sind biphasisch, dauern etwa 2 msec und haben bei

der beschriebenen Ableitmethode eine Höhe von $\leq 0,06$ mV. Damit sind sie deutlich von den knapp halb so großen Impulsen der Inneren Subgenualen Organe zu unterscheiden. Die Frequenz der Ruheentladung variierte von 0 bis 7 Impulsen/sec.

Um einen Hinweis auf die Größenordnung der Latenz der Antwort der Campaniformen Sensillen zu erhalten, wurde die Tibia einer plötzlichen, überschwelligen Erschütterung ausgesetzt: beim Umschalten des Sinusgenerators auf einen anderen Verstärkungsbereich erfolgt ein Stromstoß, der den Schwingtisch plötzlich erschüttert. Abb.14 zeigt die Reaktion der Campaniformen Sensillen. Vom Beginn des Reizes bis zum Beginn der registrierten Antwort vergehen etwa 5 msec. Die Latenz der Summenantwort liegt also unter 5 msec. Die lange Dauer der Antwort beruht darauf, daß die Aluminiumplatte nach dem Anstoß weiterschwingt.

Versetzt man den Schwingtisch und damit die Tibia in Sinusschwingungen, so zeigen die Campaniformen Sensillen innerhalb eines bestimmten Frequenzbereiches eine Reaktion. Dieser Bereich läßt sich mit der hier verwendeten Methode nach unten hin nicht abgrenzen, denn Schwingungen unter 5,9 Hz werden durch das System zu stark verzerrt. Nach oben dagegen läßt sich die Frequenzgrenze auf 100 bis 110 Hz festlegen. Auf höherfrequente Vibrationsreize erfolgt keine Erhöhung der Impulsfrequenz mehr.

Auf Frequenzen von 5,9 bis 50 Hz, z.T. bis 70 Hz, zeigt die Antwort der Campaniformen Sensillen eine ausgesprochene Reizsynchronität, sobald die Schwellenamplitude überschritten ist (Abb.15). Pro Schwingung weist die Antwort ein bis zwei Impulsgruppen bzw. Einzelimpulse auf. Über 50 Hz werden Schwingungen übersprungen, aber bis etwa 100 Hz bleiben die Antworten in Phase mit der Reizschwingung. Über 110 Hz zeigen die Campaniformen Sensillen keine Reaktion mehr auf Sinusschwingungen.

Diese Ergebnisse stimmen von der Größenordnung her überein mit Schnorbus (1971) bei *Periplaneta* und mit Howse (1964) bei Termiten und bei *Periplaneta*. (Howse schrieb

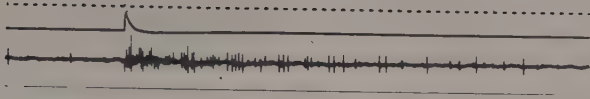


Abb.14 Reaktion der Campaniformen Sensillen auf plötzliche, heftige Erschütterung. Anordnung C.

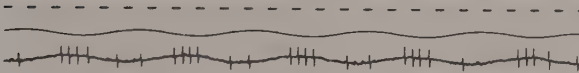


Abb.15 Antwort der Campaniformen Sensillen auf einen überschwelligen Sinusreiz von 10 Hz. Oberste Linie: Zeitmarke 50 Hz; Mittlere Linie: Reizschreibung; der Phasenvorlauf des Geophons bewirkt, daß der abgebildete Sinusreiz um 52 msec = 185° hinter dem tatsächlichen nachhinkt. Untere Linie: Antwort der Campaniformen Sensillen. Anordnung C.

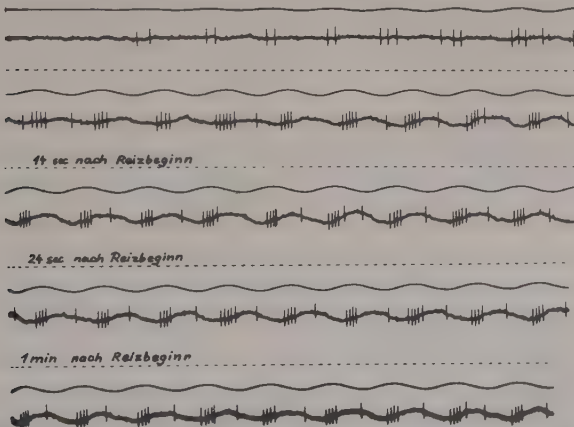


Abb.16 Reaktion der Campaniformen Sensillen auf eine andauernde Sinusschwingung der Unterlage von 10 Hz. Erklärung der drei Linien siehe Abb.15.

die abgeleiteten Antworten dem Subgenualorgan zu; Schnorbus zeigte aber, daß es sich um Reaktionen der proximalen Campaniformen Sensillen handelte.) Schnorbus fand als obere Antwortgrenze 100 Hz, die Antwort blieb bis etwa 70 Hz reizsynchron. Howse stellte als obere Grenze für die Reizsynchronität der Antwort eine Frequenz von > 100 Hz fest. Er verwandte allerdings als Reiz keine Sinusschwingungen, sondern "Pulse".

Ein völlig anderes Bild zeigen die Versuchsergebnisse von Markl (1970) an *Atta cephalotes*. Er untersuchte die Campaniformen Sensillen am Femur-Trochanter-Gelenk und beschreibt ihre Antworten auf Sinusschwingungen als bis zu 100 - 150 Hz reizsynchron. Nicht-synchrone Antworten traten bis mindestens 4000 Hz auf. Außerdem waren die Impulse bei höheren Frequenzen wesentlich kleiner als bei niederen, während bei meinen Versuchen die Impulse der Campaniformen Sensillen von 5,9 Hz bis zum oberen Grenzbereich immer dieselbe Größe hatten (ebenso bei Schnorbus). Die Campaniformen Sensillen der Blattschneiderameisen scheinen also in mehrfacher Hinsicht eine Sonderstellung einzunehmen.

Die Antwort der Campaniformen Sensillen von *Locusta migratoria* auf einen andauernden, überschwelligen Sinusreiz zeigt keine Veränderung (Abb.16). Noch nach drei Minuten sind sowohl Phasenbeziehung wie auch Anzahl der Impulse pro Schwingung gleich.

Phasenbeziehung

Die Antwort der Campaniformen Sensillen auf sinusförmige Schwingungen bis zu 70 Hz läßt eine ausgesprochene Phasenbeziehung erkennen (Abb.17). Untersucht man die Reaktion mehrerer Beine auf Schwingungen einer bestimmten Frequenz, z.B. 10 Hz, und gleicher Amplitude, so zeigt sich, daß die Impulsgruppen bei 9 von 12 untersuchten Tieren in annähernd derselben Phase auftreten. Bei den restlichen drei Tieren erfolgt die Antwort rund 180° später. Dazu ist aber unbedingt erforderlich, daß die Tibien immer dieselbe Lage haben. Bei den hier ausgewerteten Versuchen stehen sie immer genau senkrecht auf der Unterlage und bilden mit dem Femur

Abb.17 Phasenbeziehungen der Antworten der Campaniformen Sehsillen (Einzelmessungen) bei verschiedenen Frequenzen.

Anordnung C.

Auf der Ordinate sind bei jeder Frequenz von unten nach oben die aufeinanderfolgenden Sinusschwingungen angezeigt. Jeder Punkt = ein Impuls.

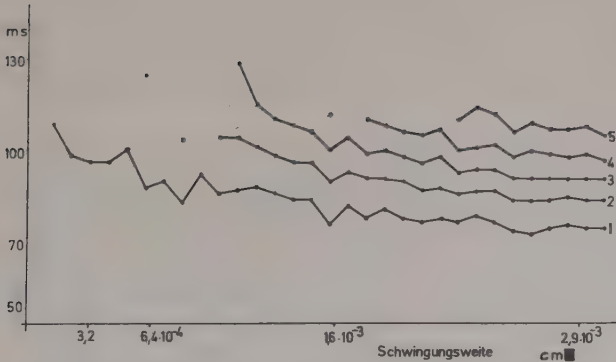
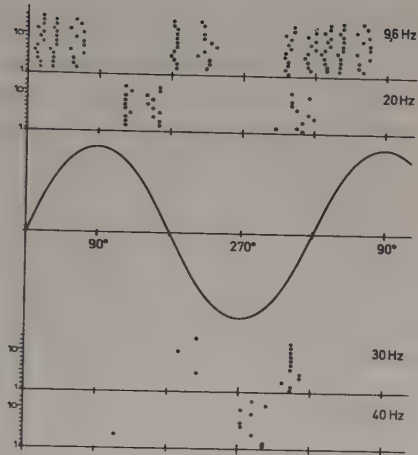


Abb.18 1 = Auftreten des ersten Impulses nach O⁰-Durchgang der Reizschwingung in Abhängigkeit von der Schwingungsweite. 2,3,4,5 = Auftreten des 2.,3.,4.,5. Impulses nach O⁰-Durchgang der Reizschwingung. Reizfrequenz 7,6 Hz. Messungen an einem Präparat.

einen rechten Winkel. Schon Abweichungen um wenige Grade von der Senkrechten nach der Tibienvorder- oder -hinterseite hin bedingen eine Änderung der Phasenbeziehung. Für den Zusammenhang zwischen Tibiastellung und Phasenlage konnte keine mathematische Beziehung gefunden werden.

Durch Ausstechen einzelner Gruppen der Campaniformen Sensillen wurde versucht, die Herkunft der Impulsgruppen zu klären. Eine allgemeine Aussage kann auf Grund dieser Versuche allerdings nicht gemacht werden. Bei manchen Tieren wird eine ganze Impulsgruppe von nur einer Gruppe der Campaniformen Sensillen ausgelöst, bei anderen setzt sich die Impulsgruppe aus Antworten mehrerer Gruppen von Campaniformen Sensillen zusammen. Trotz der verschiedenen Innervierung nehmen die Campaniformen Sensillen der vorderen Gruppe keinerlei Sonderstellung in Bezug auf die Antworten ein.

Wie Abb.17 zeigt, treten die Antworten der Campaniformen Sensillen keineswegs bei jeder Frequenz in derselben Schwingungsphase auf. Als spezifischer Reiz kann dabei Reizwechsel, (d.h. die Zahl der Richtungsänderungen des Reizes pro Sekunde), Amplitude, Geschwindigkeit oder Beschleunigung der Schwingung wirken. Um Hinweise auf die Wirksamkeit dieser einzelnen Parameter zu erhalten, wird a) die Vibrationsfrequenz, b) die Schwingungsweite konstant gehalten, c) die Abhängigkeit der Antwortschwelle von Schwingungsweite, Spitzengeschwindigkeit und Spitzenbeschleunigung untersucht.

a) Bei konstanter Schwingungsfrequenz wird die Schwingungsweite langsam vergrößert und dabei für jede Schwingung die Phase des Auftretens der ersten Antwort aufgezeichnet. Willkürlich gewählter Bezugspunkt dafür ist der 0° -Durchgang der Schwingung des Geophons (= Reizschwingung) (Abb.18). Wäre allein die Änderung der Reizrichtung für die Phasenbeziehung ausschlaggebend, so träten die Impulse, unabhängig von der Amplitude (und damit von Spitzengeschwindigkeit und Spitzenbeschleunigung) immer in demselben Zeitabstand von jedem Minimum und Maximum der Schwingung auf, also in derselben Phase. Das ist nicht der Fall. Mit zunehmender

Schwingungsweite wird die Zeit bis zum Auftreten des ersten Impulses in nichtlinearer Weise kürzer. Da nach den Formeln:

$$1) v = a \cdot 2\pi \nu \quad \text{und} \quad 2) b = a \cdot 4\pi^2 \nu^2$$

(a = Spitzenamplitude, v = Spitzengeschwindigkeit,
 b = Spitzenbeschleunigung der Sinusschwingung)

Amplitude, Spitzengeschwindigkeit und Spitzenbeschleunigung linear zusammenhängen (bei konstanter Frequenz), kann man bei dieser Meßreihe keinen der drei Parameter ausschließen.

b) Hält man bei verschiedenen Frequenzen die Schwingungsweite des Schwingensystems konstant, so ändern sich Spitzengeschwindigkeit und Spitzenbeschleunigung in unterschiedlicher Weise (siehe Formeln 1) und 2)).

Die Zeit vom 0°-Durchgang der Schwingung bis zum Auftreten des ersten Impulses der Antwort wird mit zunehmender Frequenz kürzer (Abb.19). Die Kurve zeigt dabei einen Verlauf, der die Spitzenbeschleunigung als wirksamen Faktor unwahrscheinlich macht. Es bleiben also Amplitude und vor allem Spitzengeschwindigkeit als Parameter, die die Phasenbeziehung der Antwort der Campaniformen Sensillen bestimmen.

c) Um einen weiteren Hinweis darauf zu bekommen, von welchen Parametern die Antwort der Campaniformen Sensillen abhängt, werden die Schwellenkurven der Summenableitung gemessen. Als Schwelle wird jeweils die Schwingungsweite (Spitzenbeschleunigung, Spitzengeschwindigkeit) angegeben, bei der der erste phasenbezogene Impuls auftritt, bzw. bei Frequenzen über 70 Hz, bei der die Impulsfrequenz eindeutig erhöht ist (d.h., die Antwortfrequenz dreier aufeinanderfolgender Impulse liegt signifikant über der höchsten Frequenz dreier aufeinanderfolgender Impulse der Ruheentladung). Während die Schwellenbeschleunigung sich im Frequenzbereich 5,9 bis 100 Hz um gute zwei Zehnerpotenzen ändert und daher als Schwellencharakteristikum nicht sehr kennzeichnend ist (Abb.20), variieren Schwellenschwingungsweite sowie Schwellengeschwindigkeit um weniger als eine Zehnerpotenz (Abb.21, Abb.22) und dürften damit die reizwirksamen Größen sein.

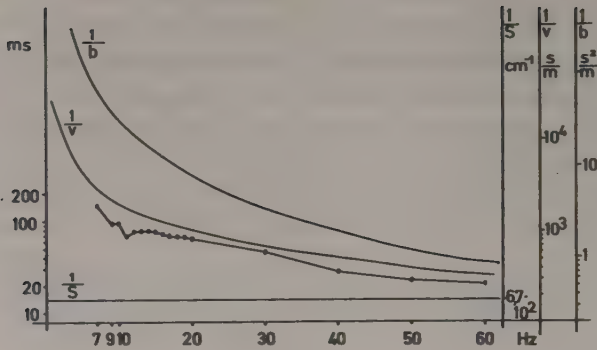


Abb.19 Auftreten des ersten Impulses nach 0^0 -Durchgang der Reizschwingung in Abhängigkeit von der Frequenz bei konstanter Schwingungsweite. Mittelwerte ($n=9$).

$\frac{1}{v} \left(\frac{1}{s}; \frac{1}{b} \right)$ = Kehrwert der Spitzengeschwindigkeit (Schwingungsweite; Spitzenbeschleunigung) in Abhängigkeit von der Frequenz.

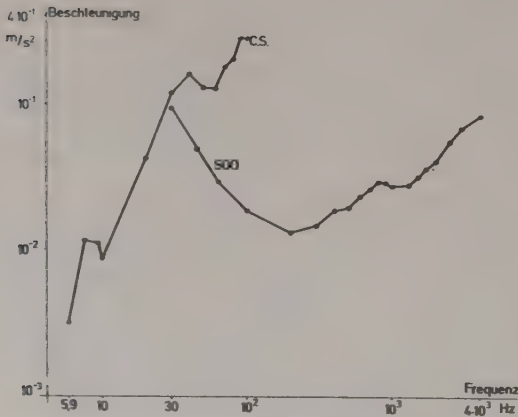


Abb.20 Abhängigkeit der Antwortschwelle der Campaniformen Sensillen von der Spitzenbeschleunigung der jeweiligen Vibrationsfrequenz. Kurve C.S. = Anordnung C. Mittelwerte ($n = 12$). SGO = Schwelle der Inneren Subgenualen Organe bei Anordnung B.

Abb.21 Schwellenschwingsweite der Campaniformen Sensillen im Vergleich zu der der Inneren Subgenualen Organe.

C.S. Anordnung C. Mittelwerte (n=12).

SGO Schwellenkurve der Inneren Subgenualen Organe. Anordnung B.

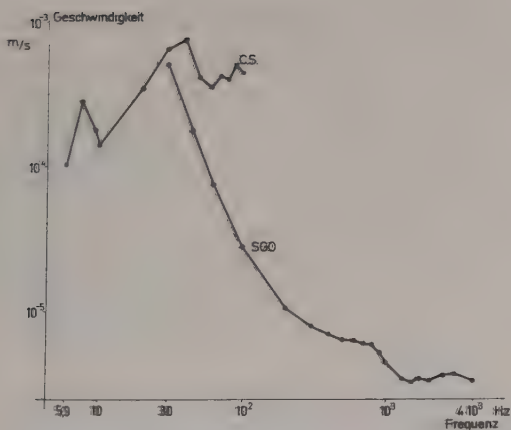
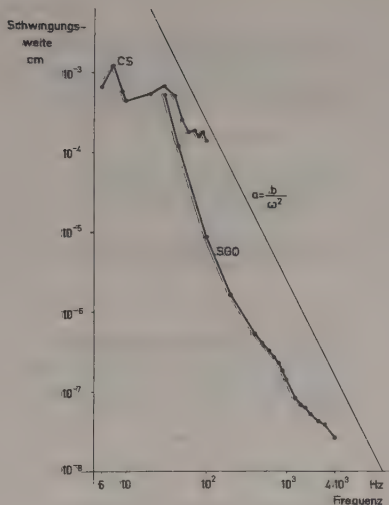


Abb.22 Abhängigkeit der Antwortschwelle der Campaniformen Sensillen von der Spitzengeschwindigkeit der jeweiligen Vibrationsfrequenz. C.S.= Anordnung C. Mittelwerte (n=12). SGO Schwellenkurve der Inneren Subgenualen Organe bei Anordnung B.

Elektrophysiologische Untersuchungen wurden bisher nur an ovalen, nicht an runden Campaniformen Sensillen vorgenommen. Ovale Campaniforme Sensillen reagieren nur auf Stauchung in einer Achse des Sensillums. Pringle (1938) nimmt an, daß runde Campaniforme Sensillen auf Reize aus beliebiger Richtung antworten. Einen Hinweis auf die Wahrscheinlichkeit dieser Annahme geben die vorliegenden Ergebnisse: die Campaniformen Sensillen antworten nämlich bei niederen Frequenzen auf zwei Phasen einer Schwingung, die um etwa 180° gegeneinander verschoben sind. Nimmt man an, das Bein sei ein idealer Zylinder, so wirken bei einer vollen Sinusschwingung Stauchungskräfte aus zwei Richtungen auf die Sensillen: bei der Aufwärtsbewegung des Schwingtisches eine Stauchung in der Längsachse des Beines, bei Abwärtsbewegung des Tisches eine Stauchung in der Querachse des Beines. Solange allerdings keine Einzelableitungen von den Campaniformen Sensillen vorliegen und die Stauchungs- und Dehnungslinien im Insektenbein nicht genauer bekannt sind, bleibt Pringles Annahme hypothetisch.

II b) Physiologie der Inneren Subgenualen Organe

Außer den Impulsen der Campaniformen Sensillen lassen sich in der Summenableitung aus dem Femur noch andere, kleinere Impulse feststellen. Sie haben bei den hier beschriebenen Ableitmethoden eine Größe bis zu 0,03 mV, sind also nur etwa halb so groß wie die der Campaniformen Sensillen. Wie die Impulse der Campaniformen Sensillen sind sie biphasisch und dauern etwa 2 msec (Abb.23). Die Frequenz ihrer Ruheentladung ist wesentlich höher als die der Campaniformen Sensillen, sie schwankt zwischen 4 und 45 Impulsen pro Sekunde.

Narkose mit Äther- oder Chloroformdämpfen läßt die Impulse für einige Zeit verschwinden, durch Hitzeeinwirkung und flüssiges Chloroform werden sie irreversibel geschädigt.

Amputiert man - in der Versuchsanordnung A - Femur und Tibia schrittweise, ohne die Lage der Elektroden zu verändern, so läßt sich der Ursprung der Impulse auf den subge-

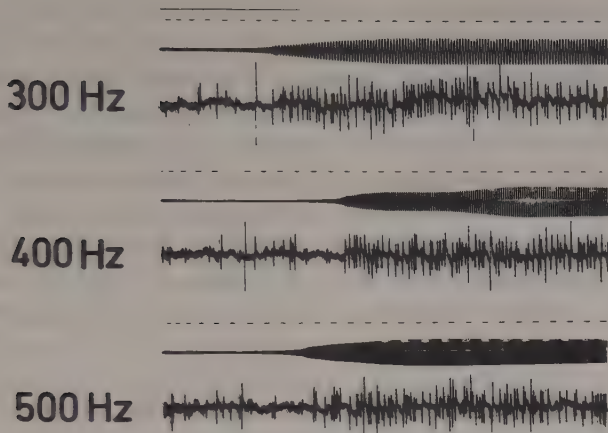
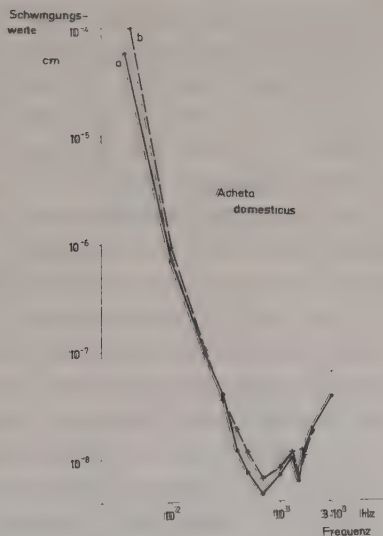


Abb.23 Antwort der subgenualen Organe des Mittelbeines von *Locusta migratoria* auf Sinusreize. Registrierbeispiel. Anordnung B. Oberer Strahl: Reizschreibung. Unterer Strahl: Summenantwort vom Beinerven.

Abb.24 Schwellenschwingsweite der Inneren Subgenualen Organe des Mittelbeines von *Acheta domesticus*.

a = akustische Messung
b = Filmauswertung
Versuchsanordnung A
Messungen an demselben Organ.



nualen Bereich einengen. In diesem Bereich liegen die unter I b) beschriebenen Organe.

Versuche, eines dieser Organe durch Ausstechen mit einer zugespitzten Wolframnadel selektiv auszuschalten, schlugen fehl, ebenso Versuche, sie durch Hitzeeinwirkung mit einer Thermokauternadel getrennt zu zerstören. Im Folgenden ist also immer die Gesamtheit aller aus dem subgenualen Bereich stammenden Antworten betrachtet, mit Ausnahme der leicht zu trennenden Impulse der Campaniformen Sensillen.

Im Frequenzbereich 30 bis 4000 Hz lassen sich Antworten auslösen. Unter 30 und über 4000 Hz ist zur Auslösung von Antworten ein so hoher Anregungsstrom erforderlich, daß das Schwingssystem nicht mehr genau genug arbeitet, bzw. die niederfrequenten Schwingungen verzerrt werden.

Im Bereich von 30 bis 4000 Hz wurden zunächst die Antwortschwellen gemessen. Dies war auf zweierlei Arten möglich: a) akustisch: im Kopfhörer sind die Antworten der Inneren Subgenualen Organe als Rauschen vernehmbar. Als Schwelle wird hier die Schwingungsweite angegeben, bei der das Rauschen soeben wahrnehmbar ist. Damit ist die angegebene Schwelle höher als die tatsächliche, stellt also auf jeden Fall eine obere Grenze dar; b) optisch: Reiz wie Antwort werden gefilmt. Auf dem Film wird als Schwelle die Schwingungsweite angesehen, bei der eine eindeutige Zunahme der Antwortfrequenz feststellbar ist. (D.h., die Frequenz vierer aufeinanderfolgender Antwortimpulse liegt signifikant über der höchsten Frequenz vierer aufeinanderfolgender Impulse der Ruheentladung.)

Daß beide Methoden vergleichbare Ergebnisse liefern, zeigt Abb.24 für *Acheta domesticus*.

Die Schwellenkurven wurden auf zweierlei Art ermittelt:

1) mit der Versuchsanordnung B, die keinerlei relative Bewegung zwischen Femur und Tibia gestattet, da das Bein samt Elektroden als Ganzes vibriert und auf der Halterung festgeklebt ist;

2) mit Versuchsanordnung C, bei der auch die Campaniformen Sensillen gereizt werden.

Die mit Versuchsanordnung B und C ermittelten Schwellenkurven sind zwar ähnlich im Verlauf, aber nicht gleich. Außer im Bereich 63 bis 400 Hz, wo sie sich überschneiden, sind die beiden Kurven signifikant verschieden (Aussage auf Grund der Standardabweichung der wahren Mittelwerte; Vertrauensgrenze 95%).

Die Kurve der Schwellenschwingsweite der Anordnung B zeigt kein Empfindlichkeitsmaximum bis 4000 Hz. Das Empfindlichkeitsmaximum der Organe wird also bis 4000 Hz nicht erreicht (Abb.25). Bei Anordnung C dagegen deutet sich ein Kurvenminimum an im Bereich 2500 bis 4000 Hz. Außerdem zeigt bei dieser Ableitmethode der niederfrequente Bereich der Schwellenkurve eine größere Empfindlichkeit.

Auch Schnorbus (1971) fand, daß die Kurve der Schwellenschwingsweite bei Periplaneta bis 5000 Hz kein ausgesprochenes Minimum zeigt, sobald sämtliche Teile des Beines festgeklebt sind, so daß keine Relativbewegungen zwischen den einzelnen Gliedern möglich sind. Die Art der Ableitung und der Befestigung des Beines hat also großen Einfluß nicht nur auf die allgemeine Empfindlichkeit des Beines (Schnorbus 1971), sondern auch auf die Form der Schwellenkurve. Vergleiche zwischen den Schwellenkurven bei verschiedenen Autoren können deshalb nur gezogen werden, wenn deren Versuchs- und Ableitbedingungen gleich waren.

Die Schwellenschwingsweite ändert sich im Meßbereich, je nach Versuchsanordnung, um $3 \frac{1}{2}$ bis $4 \frac{1}{2}$ Zehnerpotenzen. Die Kurven verlaufen annähernd parallel zur Schwingsweite bei konstanter Spitzenbeschleunigung (Abb.25), wie dies nach den Ergebnissen von Autrum (1942), Autrum und Schneider (1948), Liesenfeld (1961), Howse (1964) und Schnorbus (1971) zu erwarten war. Damit liegt die Vermutung nahe, daß die Beschleunigung der auslösende Reiz ist. Abb.26 zeigt die Abhängigkeit der Schwelle von der Spitzenbeschleunigung. Die Schwellenkurve ändert sich im Meßbereich um immerhin eine volle Größenordnung. Dies deutet darauf hin, daß die Beschleunigung zumindest nicht der einzige bestimmende Reiz ist. Allerdings ist sie die reizcharakteristische Größe, die sich - im Vergleich zu Schwin-

Abb.25 Schwellenschwingsweite der Inneren Subgenualen Organe des Mittelbeines von *Locusta migratoria*.

B = Anordnung B

C = Anordnung C

$a = \frac{b}{\omega^2}$: Schwingungsweite bei konstanter Spitzenbeschleunigung

Mittelwerte (n=23)

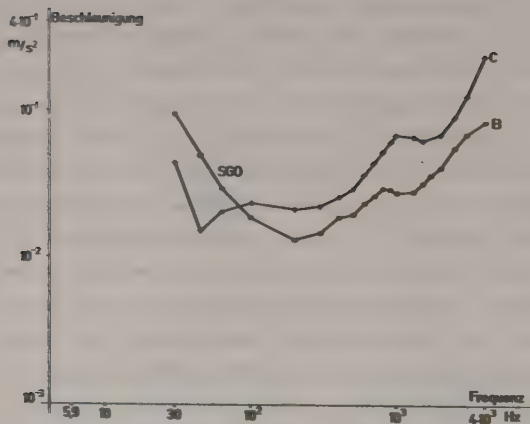
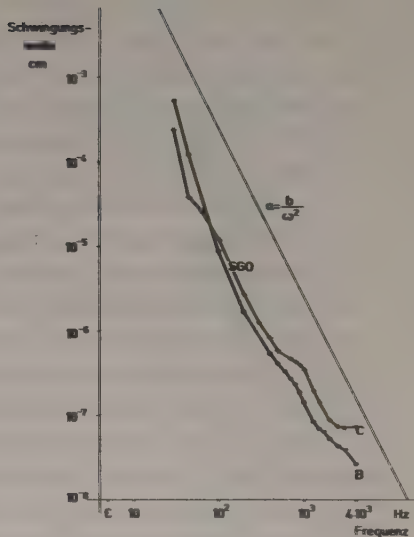


Abb.26 Schwellenkurven der Inneren Subgenualen Organe des Mittelbeines von *Locusta migratoria* für die Spitzenbeschleunigung in Abhängigkeit von der Frequenz.

B = Anordnung B. C = Anordnung C. Mittelwerte (n=23).

gungsamplitude und Spitzengeschwindigkeit (Abb.27) - am wenigsten ändert.

Auch bei Kurven für Schwellenbeschleunigung und -geschwindigkeit lassen sich bei Anordnung C im unteren Frequenzbereich die signifikante Erniedrigung, im oberen die Erhöhung der Antwortschwelle feststellen.

Daß die mit Anordnung B und C ermittelten Kurven verschieden sind, läßt sich auf zweierlei Art erklären:

1) Die Übertragereigenschaften des Beines sind bei einer Anordnung anders als bei der anderen.

2) Die Summenantwort setzt sich aus den Antworten mehrerer Organe zusammen, die auf verschiedene Ableitbedingungen verschieden reagieren.

Vermutlich spielen beide Möglichkeiten eine Rolle. Wie auch aus der Arbeit von Schnorbus (1971) hervorgeht, ist die Veränderung der Kurve im oberen Frequenzbereich wahrscheinlich auf die geänderte Reizübertragung im Bein zurückzuführen. Im unteren Frequenzbereich ist eine Beteiligung des Distalen Subgenualorgans an der Antwort vom Bau her nicht auszuschließen. Das waagrecht im Blutkanal ausgespannte Fibrillennetz des Distalen Subgenualorgans könnte ebensogut wie das Subgenualorgan Vibrationen auf die Scolopalkörper übertragen. Ein Beweis durch Ausschaltungsversuche war aber nicht möglich.

Um ein weiteres Kriterium für die Wirksamkeit der Beschleunigung zu erhalten, wurde die Reaktion der Organe auf Vibrationen verschiedener Frequenz, aber konstanter Spitzenbeschleunigung geprüft. Jeweils drei Minuten nach Reizbeginn wurden die Impulse über eine Sekunde gezählt. Die Kurve zeigt einen Verlauf, der den der Schwellenbeschleunigungskurve bestätigt (Abb.28). In einem mittleren Frequenzbereich (200 - 600 Hz) ist das Organ am empfindlichsten für Beschleunigung. Der zweite Antwortgipfel der Abb.28 läßt sich (bei meiner Versuchszahl) nicht absichern. Er hat zwar in der Beschleunigungsschwellenkurve sein Äquivalent, seine Signifikanz reicht aber nicht aus, um irgendwelche Vermutungen damit zu stützen.

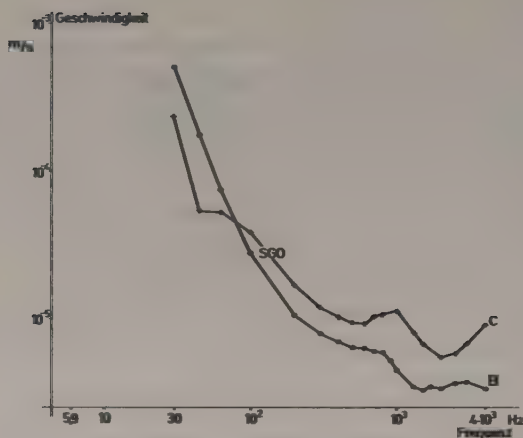


Abb.27 Schwellenkurven der Inneren Subgenualen Organe des Mittelbeines von *Locusta migratoria* für die Spitzengeschwindigkeiten in Abhängigkeit von der Frequenz. B = Anordnung B. C = Anordnung C. Mittelwerte (n=23).

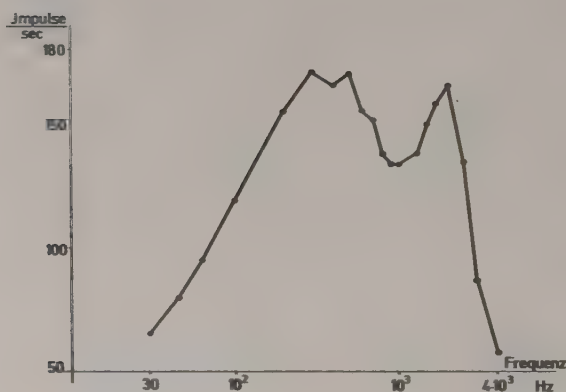


Abb.28 Abhängigkeit der Impulsfrequenz von der Reizfrequenz bei konstanter Spitzenbeschleunigung. Anordnung B. Mittelwerte (n=14).

Daß die Kurvenminima bzw. -maxima der Abbildungen 26 und 28 in etwas unterschiedlichen Bereichen liegen und bei konstanter Beschleunigung nach höheren Frequenzen hin verschoben sind, läßt sich auf Grund der Kennlinien für die verschiedenen Frequenzen erklären.

Reizt man das Bein mit andauernden, überschwelligen Sinusschwingungen, so zeigen die Antworten der Inneren Subgenualen Organe bei keiner Frequenz irgendeine Reiz-synchronität.

Dieses Ergebnis stimmt nicht überein mit den Aussagen anderer Autoren. Haskell (1956) fand eine Reizsynchronität der Antwort des Subgenualorgans bei Grillen im unteren Frequenzbereich bis 90 Hz; Schnorbus (1971) beschreibt bei *Periplaneta* reizsynchrone Impulse des Subgenualorgans bis 70 Hz.

Dauert ein überschwelliger Sinusreiz längere Zeit an, so zeigt sich, daß die Frequenz der Gesamtheit der Impulse langsam abnimmt (Abb.29). Nach drei bis fünf Minuten bleibt sie dann annähernd konstant. Die Abbildung zeigt, daß sich die Zahl der Impulse pro Sekunde asymptotisch einer Konstanten nähert. Dieses Antwortplateau ist sowohl von der Frequenz als auch von der Schwingungsweite abhängig; und zwar erhöht es sich sowohl mit zunehmender Frequenz als auch mit steigender Schwingungsweite.

Abb.30 zeigt die Kennlinien für die Antworten der Inneren Subgenualen Organe. Die Kurvenpunkte wurden ermittelt, indem jeweils drei Minuten nach Reizbeginn die Impulsfrequenz über eine Sekunde ausgezählt wurde. Es sind also Kennlinien für "adaptierte" Werte.

Lediglich für Frequenzen unter 100 Hz kann eine Sättigung erreicht werden. Über 100 Hz steigen die Kurven im Meßbereich immer noch an, z.T. so steil, daß nicht erkennbar ist, ob eine Sättigung überhaupt erreicht werden kann. Höhere Amplituden als die angegebenen konnten nicht hergestellt werden, da hierzu zu große Anregungsstromstärken nötig waren.

Abb.29 Abnahme der Antwortfrequenz der Inneren Subgenualen Organe bei anhaltendem, konstantem Sinusreiz.

Einzelmessung.

Reizfrequenz: 400 Hz

Versuchsanordnung B.

Kurvenpunkte ermittelt aus der Zahl der Impulse innerhalb $1/4$ sec vom jeweils eingezeichneten Zeitpunkt an.

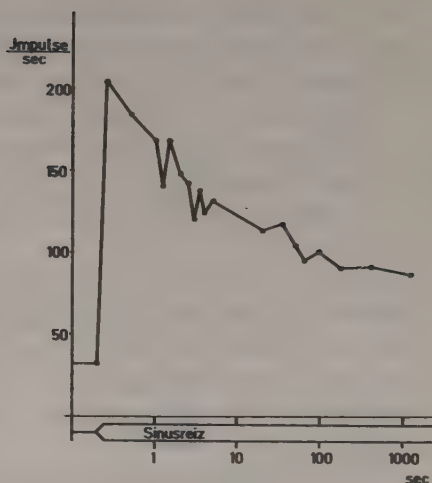
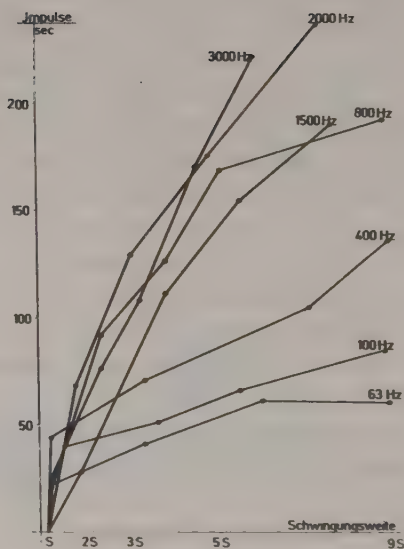


Abb.30 Kennlinien der Gesamtheit der Inneren Subgenualen Organe. Abhängigkeit der Impulsfrequenz von Vielfachen der Schwellenschwingsweite S bei verschiedenen Reizfrequenzen.

Anordnung B.

Messungen an demselben Bein.



Sämtliche beschriebenen Versuche und Ergebnisse beziehen sich auf die absoluten Leistungen der Organe. Wie die Antworten aussehen, die bei natürlicher Haltung des Tieres von den Organen abgegeben werden, kann hieraus nicht geschlossen werden. Einen Hinweis mag der Unterschied der Schwellenkurven in den Anordnungen B und C geben, denn die Anordnung C entspricht den Bedingungen beim lebenden Tier eher als B. Da die Resonanzen des Beines beim lebenden Tier noch wesentlich stärker genutzt werden als bei Anordnung C, dürfte ein Empfindlichkeitsmaximum unter 3000 Hz liegen.

Es gibt mehrere verschiedene Theorien über die Art der Vibrationswahrnehmung durch die Inneren Subgenualen Organe, z.B. Strömungswirbel im Blutkanal (Autrum), Modell eines Beschleunigungsmessers (Schnorbus). Die vorliegenden Versuchsergebnisse lassen keinerlei Schluß auf die Richtigkeit oder Wahrscheinlichkeit dieser Hypothesen zu.

Zusammenfassung

1) Histologische Untersuchungen zeigen, daß im Subgenualbereich der Mitteltibien von *Locusta migratoria* vier Gruppen kreisförmiger Campaniformer Sensillen liegen, sowie zwei scolopophore Organe, das Subgenualorgan und das Distale Subgenualorgan. Ihr Bau wird beschrieben, soweit er im Lichtmikroskop erkennbar ist.

2) Die Reaktion sowohl der Äußeren als auch der Inneren Subgenualen Organe auf sinusförmige Vibrationen der Unterlage wird untersucht. Reizeber ist ein Geophon. Von den zwei Ästen des Femurnerven werden Summenableitungen gemacht.

3) Die C.S. beantworten die durch Vibrationen hervorgerufenen Spannungsänderungen in der Cuticula bis ca. 70 Hz reizsynchron. Über 100 Hz erfolgt keine Antwort mehr. Die Antworten ändern sich nicht bei anhaltendem Sinusreiz.

4) Die Antworten der C.S. sind phasenbezogen. Der Phasenbezug hängt ab von Amplitude und Spitzengeschwindigkeit der Sinusschwingung.

5) Die Schwellenkurven der C.S. werden gelesen.

6) Die Reaktion der Inneren Subgenualen Organe auf Schwingungen zwischen 50 und 4000 Hz wird untersucht. Die Antworten der beiden Organe sind nicht zu trennen.

7) Die Schwellenkurven zeigen die größte Empfindlichkeit der Organe für Frequenzen über 2500 Hz. Die kleinsten Schwingungsweiten liegen in der Größenordnung von 10^{-8} cm.

8) Außer der Spitzenbeschleunigung gibt es noch andere reizwirksame Faktoren, die die Schwelle bestimmen.

9) Bei anhaltendem Sinusreiz nimmt die Zahl der Impulse/sec langsam ab. Der "adaptierte" Wert ist von Frequenz und Schwingungsweite abhängig.

10) Die Kennlinien der Organe für verschiedene Frequenzen werden ermittelt.

Literaturverzeichnis

- Adelung, N. von, 1892. Beiträge zur Kenntnis des tibialen Hörapparates der Locustiden.
Z. wiss. Zool. 54, 3 - 36
- Albrecht, F.C., 1953. The Anatomy of the Migratory Locust.
Athlone Press, London.
- Autrum, H., 1941. Über Gehör und Erschütterungssinn der Locustiden.
Z. vergl. Physiol. 28, 580 - 637
- Autrum, H., 1942. Schallempfang bei Tier und Mensch.
Naturwiss. 30, 69 - 85
- Autrum, H., und W. Schneider, 1948. Vergleichende Untersuchungen über den Erschütterungssinn der Insekten.
Z. vergl. Physiol. 31, 77 - 88
- Berth, F.G., 1967. Ein einzelnes Spaltsinnesorgan auf dem Spinnentarsus: seine Erregung in Abhängigkeit von den Parametern des Luftschallreizes.
Z. vergl. Physiol. 55, 407 - 449
- Chevalier, L.L., 1969. The Fine Structure of Campaniform Sensilla on the Halteres of *Drosophila melanogaster*.
J. Morphol. 128, 443 - 464
- Debaisieux, F., 1938. Organes scolopidiaux des pattes d'insectes. II.
Cellule 47, 79 - 202
- Friedrich, H., 1929. Vergleichende Untersuchungen über die tibialen Scolopalorgane einiger Orthopteren.
Z. wiss. Zool. 134, 84 - 148
- Gettrup, E., 1965. Sensory Mechanisms in Locomotion: The Campaniform Sensilla of the Insect Wing and their Function During Flight.
Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 30, 615 - 622
- Gnatzy, U., und K. Schmidt, 1971. Die Feinstruktur der Sinneshaare auf den Cerci von *Gryllus bimaculatus* Deg. (Saltatoria, Gryllidae). I Faden- und Keulenhaare.
Z. Zellforsch. 122, 109 - 205

Literaturverzeichnis

- Graber, V., 1876. Die tympanalen Sinnesapparate der Orthopteren.
Denkschr. Akad. Wien.math.-naturw.Kl. 36, 1 - 140
- Gray, E.G., 1960. The Fine Structure of the Insect Ear.
Phil.Transact.Royal Soc. London, Ser.B,243, 75-94
- Gray, E.G., and H.J. Pumphrey, 1958. Ultra - structure of the
Insect Ear.
Nature, 181, 618
- Haskell, P.T., 1956. Hearing in Certain Orthoptera. I Physio-
logy of Sound Receptors. II The Nature of the
Response of Certain Receptors to Natural and
Imitation Stridulation.
J. exp. Biol. 33, 756 - 776
- Howse, P.L., 1968. The Fine Structure and Functional Orga-
nisation of Chordotonal Organs.
Symp.zool.Soc.London, 23, 167 - 190
- Howse, P.L., 1964. An Investigation into the Mode of Action
of the Subgenual Organ in the Termite, Zoo-
termopsis angusticollis Emerson, and in the
Cockroach Periplaneta americana L.
J. Insect Physiol. 10, 409- 424
- Hsu, H., 1938. Etude cytologique et comparée sur les sen-
silla des insectes.
Cellule 47, 7 - 60
- Liesenfeld, F.J., 1961. Über Leistung und Sitz des Erschüt-
terungssinnes von Netzspinnen.
Biol. Zentralbl. 80, 465 - 475
- Markl, H., 1970. Die Verständigung durch Stridulationssig-
nale bei Blattschneiderameisen. III Die
Empfindlichkeit für Substratvibrationen.
Z.vergl.Physiol. 69, 6 - 37
- Noran, D.T., Chapman, K.H., and E.A. Ellis, 1971
The Fine Structure of Cockroach Campaniform
Sensilla.
J. Cell Biol. 48, 155 - 173
- Pringle, J.W.S., 1958. Proprioception in Insects, II.
J. Exp. Biol. 15, 101 - 131

Literaturverzeichnis

- Romeis, B., 1968. Mikroskopische Technik
R. Oldenbourg, München
- Schmidt, K., 1969 a. Die campaniformen Sensillen im Pedicellus der Florfliege (*Chrysopa*, *Planipennia*).
Z. Zellforsch. 96, 478 - 489
- Schmidt, K., 1969 b. Der Feinbau der stiftführenden Sinnesorgane im Pedicellus der Florfliege *Chrysopa* Leach (*Chrysopidae*, *Planipennia*).
Z. Zellforsch. 92, 357 - 388
- Schnorbus, H., 1971. Die subgenualen Sinnesorgane von *Periplaneta americana*: Histologie und Vibrations-schwellen.
Z. vergl. Physiol. 71, 14 - 48
- Schwabe, J., 1966. Beiträge zur Morphologie und Histologie der tympanalen Sinnesorgane der Orthopteren.
Zoologica 20
- Uga, S., and M. Kuwabara, 1967. The Fine Structure of the Campaniform Sensillum on the Haltere of the Fleshfly *Boettcherisca peregrina*.
J. Electron Microsc. 16, No.4, 304 - 312
- Walcott, C., and W.G. van der Kloot, 1959. The Physiology of the Spider Vibration Receptor.
J. exp. Zool. 141, 191 - 244

Lebenslauf

Am 12.6.1944 wurde ich in Konstanz geboren als erstes Kind des Ingenieurs Immanuel E. Francke und seiner Ehefrau Brigitte, geb. Rothemann. In Konstanz besuchte ich die Volksschule. Wegen einiger Wohnungswechsel meiner Eltern besuchte ich Gymnasien in Konstanz, St. Georgen/Schwarzw., Friedrichshafen/B.see und Ingolstadt, wo ich im Sommer 1963 Abitur machte. Vom Wintersemester 1963/64 mit WS 1967/68 studierte ich an der Universität München zunächst Biologie, Chemie, Geographie, dann Biologie, Chemie. Dieses Studium schloß ich im Herbst 1968 mit der Wissenschaftlichen Prüfung für das Lehramt an Gymnasien ab. Von Februar 1969 mit Dezember 1971 war ich am Zoologischen Institut der Universität München mit der Anfertigung der Doktorarbeit beschäftigt.

Am 30. Dezember 1971 heiratete ich. Mein Mann ist von Beruf Lehrer. Seit 1. Februar 1972 bin ich Studienreferendarin für Biologie und Chemie am Hardenberg-Gymnasium Fürth.

Veitsbronn, im Mai 1972

Eva-Maria Scheu

geb. Francke



Buchdruckerei Ludwig Müller Erlangen Fahrstraße 5